©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Über die Wirbel der Knochenfische und die Chorda dorsalis der Fische und Amphibien

V. v. Ebner,
w. M. k. Akad.

(Mit 4 Tafeln und 1 Textfigur.)

I. Einleitung.

Die Entwicklung der Wirbelsäule der Knochenfische ist wiederholt Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen; indessen haben die neueren Autoren vorzüglich mit der Entwicklung der Bogen und Fortsätze und mit der schon von Johannes Müller aufgeworfenen Frage nach der morphologischen Bedeutung der Fischrippen sich beschäftigt und dem eigentlichen Wirbelkörper in seiner völligen Ausbildung verhältnissmässig wenig, ja zum Theile gar keine Beachtung geschenkt. Es ist dadurch begreiflich, dass die Kenntniss des histologischen Baues der Teleostierwirbel, insbesondere der Chorda und ihrer Scheiden in den letzten Decennien keine wesentlichen Fortschritte gemacht hat. Wenn man in die Literatur über die Fischwirbelsäule Einsicht nimmt, kommt man zur Überzeugung, dass eine Reihe wesentlicher Befunde, welche Kölliker im Jahre 1864 mittheilte, später keine Beachtung gefunden haben. So ist. z. B. Kölliker's Elastica interna zu einer Art Mythus geworden; Goette, Grassi, Lvoff und Scheel haben dieselbe nicht finden können, und Goette bestreitet die Existenz eines inneren Periostes der Knochenkegel, welches Kölliker in den Wirbeln des Aales auffand.

Bezüglich der Elastica externa herrscht grosse Verwirrung. Kölliker und nach ihm Cartier nahmen an, dass sie im Bereiche des Knochenkegels verknöchern. Grassi, der mit

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Gegenbaur diese Annahme — wie ich glaube, mit Recht — bestreitet, macht aber über die Elastica externa älterer Wirbel so unsichere Angaben, dass man über das Schicksal derselben im Unklaren bleibt. Goette beschreibt die Elastica externa als eine zellige Haut. Vollends vernachlässigt ist die Untersuchung des eigentlichen Chordagewebes der Fischwirbel, und wenn auch seit Johannes Müller die Lacunen- und Septenbildungen insbesondere beim Hechte im Allgemeinen bekannt sind, so begegnet man in der Literatur über diesen Punkt nur wenigen und zum Theil höchst sonderbaren Angaben, wie z. B. jener Lvoff's, der zu Folge die Septen in den Zwischenwirbelräumen des Hechtes aus Intercellularsubstanz und Knorpelzellen bestehen, welche von aussen in die Chorda hineingewachsen sein sollen.

Ein genaueres Studium der ausgebildeten Knochenfischwirbel schien bei dieser Sachlage keine undankbare Aufgabe zu sein. Es ergab sich jedoch bald, dass hier sehr verwickelte Verhältnisse vorliegen, welche klarzulegen keineswegs sehr leicht ist; jedenfalls nicht auf dem bequemen Wege der ausschliesslichen Untersuchung von Schnitten, sondern nur mit Hilfe der mühsameren Untersuchung von Isolationspräparaten. Zudem zeigte sich, dass je nach der untersuchten Art nicht unbeträchtliche Verschiedenheiten vorhanden sind, wesshalb zunächst eine genauere Untersuchung eines bestimmten Typus gerathen schien. Als solchen glaubte ich den Hecht wählen zu sollen, der sich einmal wegen des primitiven Verhaltens der Knorpelbogen, ferner deshalb empfahl, weil er von den meisten Autoren, welche sich mit der Wirbelsäule der Knochenfische beschäftigt haben, untersucht wurde. Ausser dem Hechte wurden auch Repräsentanten anderer Fischfamilien, doch weniger eingehend untersucht. So die Äsche *(Thymallus vulgaris)*, die Forelle *(Trutta fario)*, der Karpfen *(Cyprinus carpio)*, der Bitterling *(Rhodeus amarus)*, der Schill *(Lucioperca sandra)*, der Rothbart *(Mullus barbatus)* und die Meernadel *(Syngnathus acus)*.

II. Der knöcherne Doppelkegel und das Periost.

Der Hechtwirbel zeigt im Querschnitte das bekannte Knorpelkreuz, welches im Bereiche der engen Verbindungs-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

öffnung der beiden Hohlkegel bis an die Chordascheide heranreicht. Der Knochen des Doppelkegels ist, wie alle Knochen des Hechtes, zellenlos und besteht aus einer Fasermasse, welche in ringförmigem Verlaufe den Kegelraum umgibt. Zu diesen Circulärfasern, welche die Hauptmasse des Kegels bilden, gesellen sich Faserbündel, welche vom Rande des Kegels, im Bereiche des Zwischenwirbelbandes in longitudinalem, gegen die Kegelspitze gerichteten Verlaufe, nach Art Sharpey'scher Fasern die compacte Masse der Ringfasern durchsetzen. Diese sehr zahlreichen Sharpey'schen Fasern bewirken, dass an Längsschnitten der Wirbelkegel ein ähnliches Bild gibt, als wenn er aus Lamellen mit verschiedener Verlaufsrichtung der Fasern aufgebaut wäre. Von dem wahren Verhalten der Sharpey'schen Faserbündel überzeugt man sich aber an abgeschabten Präparaten von entkalkten Wirbeln (Fig. 12). Die compacte Knochensubstanz der Kegel ist vielfach von Gefässcanälen durchsetzt (Fig. 1, *B*, *G*), um welche da und dort, doch meist in beschränkter Ausdehnung eine besondere Knochensubstanz zu finden ist, welche sich durch eine buchtige Kittlinie von der übrigen Knochenmasse absetzt.

Der in der Peripherie des Wirbels zwischen den Knorpelbogen gelegene secundäre, spongiöse Knochen zeigt eine Faserung, welche vorwiegend der Längsrichtung der Knochenbalken entspricht. In diesen Knochenbalken sieht man zahlreiche Kittlinien, welche vorausgegangenen Resorptionsprocessen ihren Ursprung verdanken (Fig. 13), ferner zahlreiche Resorptionslücken. Die Lücken des spongiösen Knochengewebes sind mit einem gefässhaltigen, an Fettzellen reichen, zelligen Bindegewebe ausgefüllt (Fig. 1 und 13).

Das äussere Periost hängt mit diesem Bindegewebe zusammen und geht an den einander zugewendeten Basen der Knochenkegel zweier Wirbel in das äussere Zwischenwirbelband (Ligamentum intervertebrale externum, Koelliker) über (Fig. 1, *Ap*). Dieses Band besteht aus dicht verflochtenen fibrösen Bündeln, zwischen welchen zahlreiche Zellen eingeschlossen sind. Ein Theil dieser Bündel setzt sich in Form der früher erwähnten Sharpey'schen Fasern in die Knochenkegel der Wirbel fort (Fig. 1 und 8 *Sh*).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die einander zugewendeten Ränder der Knochenkegel sind von einem dichten Zellenlager, das sich auch noch eine Strecke weit auf die äussere Fläche der Kegel fortsetzt, bedeckt. Dieses Zellenlager besteht aus Osteoblasten, zwischen welchen und dem verkalkten Knochen eine Schicht von noch unverkalktem Knochen (Fig. 1 und 8 *K'*) liegt; ein deutliches Zeichen, dass hier der Knochen wächst. Diese unverkalkte Knochenschicht setzt sich nach einwärts in eine zellenlose Bindegewebsschicht fort, welche nach innen von dem äusseren Zwischenwirbelbande eine Verbindung der beiden benachbarten Wirbel herstellt und weiterhin auf der Innenseite der Wirbelkegel diese als inneres, zellenloses Periost auskleidet. Die Osteoblastenschicht, welche die Grenze des äusseren Zwischenwirbelbandes gegen den Knochen bildet, setzt sich als eine dichte Zellenlage auf die zellenlose Faserlage fort, welche das innere Periost zweier Nachbarwirbel verbindet und welches ich daher als inneres Periostband (Ligamentum periostale internum) bezeichne (Fig. 1 und 8 *Ipb*).

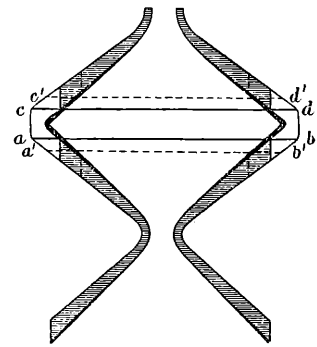
Diese zellenlose Faserlage hat Kölliker als innere hellere Bindegewebszone des äusseren Zwischenwirbelbandes beschrieben und abgebildet (*23*, Taf. XVI, Fig. 15, Forelle) und beim Aale auch im Zusammenhange mit dem inneren Perioste dargestellt (l. c. Fig. 16). Goette (*13*, 1879) bezeichnet das innere Periostband als Intervertebralring der äusseren Chordascheide. Grassi gibt in Fig. 7, Taf. II, einen Horizontalschnitt durch die Wirbelgrenze von einem 17 *cm* langen Hechte, in welcher diese Bildung in ihrem Zusammenhange mit dem inneren Perioste richtig dargestellt ist. Doch ist weder aus dem Texte, noch aus der Figurenerklärung zu entnehmen, dass Grassi das Bild richtig aufgefasst hat. Es scheint vielmehr nach der Figurenerklärung, dass Grassi sowohl das innere Periost, als die innere Schicht des äusseren Zwischenwirbelbandes als Elastica externa gedeutet hat.

Das innere Periostband besteht aus derben, längslaufenden, fibrösen Bündeln, welche auf der inneren Fläche der Wirbelfacetten sich als inneres Wirbelperiost (Fig. 1 und 8 *Ip*) fortsetzen. Gegen die Spitze des Wirbeltrichters wird dieses innere Periost allmälig dünner und verliert sich endlich ganz (Fig. 1 *Ip'*).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die Spitze der Wirbeltrichter wird von demselben nicht mehr erreicht. Wenn man ein Stück des inneren Periostes aus einem frischen Wirbel loslöst und flach ausbreitet, so sieht man parallel laufende, fibrilläre Bündel, welche bei Zusatz von Essigsäure oder Kalilauge quellen.

Das innere Periost tritt sehr deutlich an Längsschnitten entkalkter Wirbel hervor, wenn man dieselben mit dem polarisirenden Mikroskope untersucht. Da die Knochensubstanz des Wirbelkegels, abgesehen von den Sharpey'schen Fasern, aus circulär um den Wirbel verlaufenden Fasern besteht, sind letztere im Längsschnitte überall quer getroffen und erscheinen daher bei jeder Stellung zwischen gekreuzten Nicols neutral, während die längsgetroffenen Faserbündel des inneren Periostes bei $\pm 45°$ hell leuchten. Das Bild ist um so prägnanter, als in den innersten Schichten des Knochenkegels die Sharpey'schen Fasern stets fehlen. Das innere Periost und das innere Periostband ist nicht nur beim Hechte, dessen Knochen zellenlos sind, zellenfrei, sondern auch bei Fischen, welche zellenhaltige Knochen haben, wie z. B. die Cyprinoiden und Salmoniden *(Cyprinus carpio, Rhodeus amarus, Thymallus, Trutta)*.



Die Bedeutung des inneren Periostbandes ergibt sich, wenn man die Art des Wachsthums der Wirbelkegel ins Auge fasst. Es kann kein Zweifel darüber sein, dass beim Längenwachsthum der Wirbel das innere Periostband ebenfalls in die Länge wächst und dort, wo es an den Knochen anstösst, allmälig zum inneren Wirbelperioste sich umwandelt. Denkt man sich in dem beistehenden Schema die Grenze zweier benachbarter Wirbel durch die Linien *ab* und *cd* gegeben und das innere Periost durch den schwarzen Streifen an der Innenfläche versinnlicht, so entspricht der zwischen den Linien *ab* und *cd* gelegene Theil des schwarzen Streifens dem inneren Periostbande. Denkt man sich nun ferner die beiden Nachbarwirbel in einem früheren Stadium des Wachsthums, in welchem die

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Linien $a'b'$ und $c'd'$ die Grenzen der Wirbelkörper bilden, so ergibt sich, dass in diesem früheren Stadium das zwischen den Linien ab und $a'b'$ und cd und $c'd'$ gelegene innere Periost einen Theil des inneren Periostbandes darstellte.

Die Betrachtung dieses Schemas ergibt aber noch eine weitere bemerkenswerthe Folgerung. Wächst der Wirbel an seiner Kegelbasis, so muss sich der Hohlraum des Wirbels an der Endfläche unter Erhaltung der geometrischen Ähnlichkeit des Doppeltrichters allmälig erweitern, ohne dass irgend welche Resorptionsprocesse auf der Innenfläche des Wirbels erforderlich sind. In der That sieht man nun an der Innenfläche des Wirbeltrichters keine Spuren von Resorptionsprocessen, während im compacten Knochen und in reichlichstem Masse in dem spongiösen Knochen, welcher die Einbiegung des Doppelkegels von aussen ausfüllt, Resorptionsbilder zu finden sind. Es liegt also hier der seltene Fall vor, dass der Hohlraum eines Knochens mit zunehmendem Wachsthum sich immer mehr erweitert, ohne dass ein Resorptionsprocess dabei im Spiele ist. Bei diesem Vorgange ist offenbar die Existenz des inneren Wirbelperiostes, beziehungweise Bandes von wesentlichster Bedeutung.

Die innere Kante des Wirbeltrichterrandes schiebt sich einfach längs des inneren Periostbandes während des Wachsthums vor. Dieses Vorschieben geschieht aber nicht in ganz gleichmässiger Weise, sondern periodisch so, dass die Verknöcherung bald etwas mehr, bald etwas weniger weit nach einwärts greift, wodurch die concentrischen Linien auf den Wirbelfacetten entstehen, die in gewissem Sinne den Jahresringen eines Baumstammes oder den Anwachsstreifen einer Molluskenschale vergleichbar sind. Nach einer beiläufigen Zählung dieser Ringe ist nicht daran zu denken, dass jährlich nur ein solcher Ring gebildet würde; die periodischen Schwankungen müssen vielmehr mehrmals während eines Jahres auftreten.

Aus den vorhergehenden Betrachtungen ergibt sich ferner, dass ein Wirbelkörper, dessen Kegelspitze, wie bei einem Rumpfwirbel des Hechtes, einen rechten Winkel bildet, in jedem Stadium des Wachsthums ebenso hoch als breit sein muss, wie

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

ein gleichseitiger Cylinder. Dies lässt sich in der That durch Messungen als richtig erweisen. Wirbelkörper, welche länger oder kürzer sind als der Durchmesser der Basis des Kegels, haben einen Winkel an der Kegelspitze, der kleiner oder grösser als ein rechter ist. Ganz allgemein ergibt sich, dass der Halbmesser der Basis des Hohlkegels gleich ist der Höhe desselben, multiplicirt mit der Tangente des halben Winkels der Kegelspitze, gleichgiltig, ob der Wirbel länger oder kürzer ist als der Durchmesser der Basis des Hohlkegels und gleichgiltig, ob die beiden Kegel eines Wirbels denselben Winkel an der Spitze besitzen oder nicht.

Verwickelter werden die Verhältnisse bei Fischen, bei welchen eine Erweiterung der Verbindungsöffnung des Doppeltrichters während des Wachsthumes erfolgt. Beim Hechte und beim Karpfen lassen sich im Bereiche des Trichterloches keine inneren Resorptionsprocesse nachweisen; eine geringe Erweiterung des Loches, welche vielleicht in frühen Wachsthumsperioden stattfindet, erfolgt hier wohl durch das Wachsthum der Basis der vier Bogenknorpel, welche der Chordascheide direct aufsitzen. Bei Fischen mit rings das Trichterloch umfassendem Knochen kann aber später eine Ausweitung desselben durch innere Resorption erfolgen. Genauer festgestellt wurde diese Thatsache an den Wirbeln des Rothbartes *(Mullus barbatus)*. Die beiden Kegel der Wirbel dieses Thieres haben eine ungleiche Länge und dementsprechend einen verschieden grossen Winkel an der Spitze, welcher am vorderen Kegel ungefähr 70°, am hinteren, caudalen etwa 50° beträgt. Diese beiden Kegel stossen nun nicht unmittelbar mit ihren Spitzen aneinander, sondern sind durch ein kurzes, fast cylindrisches Rohr mit einander verbunden. An einem 5 *mm* langen Wirbel von einem 20 *cm* langen Thiere betrug die Länge dieses Verbindungsrohres 0·6 *mm* bei einer Weite des Lumens von 0·3 bis 0·4 *mm*.

Die histologische Untersuchung dieser Wirbel ergab nun, dass dieses röhrenförmige Mittelstück aus secundär gebildetem Knochen besteht, welcher in der Hauptsache aus longitudinal gerichteten Faserbündeln sich aufbaut. Im Bereiche der medianen Frontalebene wird derselbe von Sharpey'schen Fasern durch-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

setzt, welche senkrecht zur Hauptfaserungsrichtung stehen. In der Basis der Bogen finden sich spärliche, in Delafield'scher Hämatoxylinlösung etc. sich stärker als der Knochen färbende, zackig contourirte, im Transversalschnitte radial gestellte, schmale Bänder darstellende Substanzinseln, welche an der Innenfläche der Wirbelröhre scharf abgeschnitten erscheinen und wahrscheinlich Reste der Bogenknorpel sind. Die Innenfläche der Wirbelröhre erscheint wie ausgenagt, von einer buchtigen Fläche begrenzt. Der primäre Knochen des Wirbelkegels, welcher aus circulären Fasern besteht, fehlt hier vollständig. Diese Resorptionsfläche, welche sich gegen den Trichter an Längsschnitten in eine Kittlinie fortsetzt, die den inneren primären von dem secundären Wirbelknochen abgrenzt, besitzt keine andere innere Auskleidung als ein sehr dünnes Häutchen mit abgeplatteten Zellkernen, das sich von dem zellenlosen Knochen deutlich unterscheiden lässt.

Die Wirbelkegel bestehen, wie beim Hechte, aus einem primären, kreisfaserigen Knochengewebe mit längslaufenden Sharpey'schen Fasern, das an der Intervertebralregion am dicksten ist; gegen die Spitze des Trichters aber sich verdünnend, gleichsam in den secundären Knochenkegel so hineingesteckt erscheint, dass im Bereiche des röhrenförmigen Mittelstückes der secundäre Knochen allein den Wirbel bildet, im Bereiche des Knochenkegels aber eine gegen den intervertebralen Trichterrand sich verlierende äussere Umhüllung des primären, theilweise resorbirten Knochens darstellt. Der primäre Knochen ist in typischer Weise von dem inneren Perioste bekleidet, das sich mit der Verengerung des Trichters verdünnt und den Rand des primären Knochens am Trichterloche nicht mehr erreicht.

Wie die im Bereiche der Verbindungsröhre des Doppelkegels histologisch nachweisbare innere Resorption zu Stande kommt, ist — da mir entwicklungsgeschichtliche Befunde fehlen — nicht mit Sicherheit zu sagen. Das die Verbindungsröhre auskleidende endothelartige Häutchen lässt sich über die Kittlinie an dem zugeschärften Rande des Knochens hinweg continuirlich in das Chordagewebe verfolgen, und da auf der Innenfläche des Wirbels nirgends Blutgefässe zu Tage treten,

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

so kann diese innere Resorption kaum von solchen, sondern anscheinend nur von dem endothelartigen Häutchen, das ein Theil der Chorda ist, ausgehen.

Man wird sich allerdings nur schwer zu dieser Annahme entschliessen, da die zahlreichen Resorptionslücken und secundären Knochenbildungen, welche längs der Kittlinien zwischen primärem und secundärem Knochen, sowie an den Apophysen der Wirbel zu beobachten sind, augenscheinlich mit Blutgefässen in Beziehung stehen. Es wäre immerhin möglich, dass in einer bestimmten Entwicklungsperiode Blutgefässe bis an die Chorda herandringen und nach Zerstörung des primären und eines Theiles des diesem anliegenden secundären Knochens wieder vollständig im Bereiche der Verbindungsröhre zurückgebildet werden.

III. Die Chordascheiden der Knochenfische.

Nach innen vom inneren Perioste folgt nun die Chorda mit ihren Scheiden. Die Scheiden der Chorda zeigen ein sehr verwickeltes Verhalten, das zwar im Bereiche des Zwischenwirbelbandes verhältnissmässig leicht aufzuklären ist, im Bereiche der Wirbelfacetten aber in schwer zu entwirrender Weise sich ändert.

Ehe ich den Bau der Chordascheiden darzustellen versuche, ist es nothwendig, auf die von verschiedenen Autoren durchaus nicht in derselben Weise gebrauchte Nomenclatur einzugehen, die vorzüglich deswegen in Verwirrung gerathen ist, weil bei dem Bestreben, die Chordascheiden der Selachier mit jenen der übrigen Fische in Homologie zu bringen, die histologischen Thatsachen in sehr gewaltsamer Weise den angenommenen entwicklungsgeschichtlichen Homologien angepasst wurden. Die neuesten Autoren, welche die Entwicklung der Fischwirbelsäule behandeln, Hans Gadow und Miss. E. C. Abbott unterscheiden die ursprüngliche cuticulare Chordascheide als Elastica interna und deren äussere Begrenzung als Elastica externa. Ferner unterscheiden dieselben eine zellige Chordascheide, wenn, wie bei den Selachiern, Protopterus etc., Zellen der skeletbildenden Schicht durch die Elastica externa in die Chordascheide eingewandert sind. Diese Unterscheidungen sind vom

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

histologischen Standpunkte nicht genügend; namentlich deshalb, weil die Elastica interna dieser Autoren sehr differente Bildungen zusammenfasst, die zum grösseren Theile nicht elastischer, sondern leimgebender Natur sind. Die von Hasse für Elasmobranchier, Ganoiden, Cyclostomen und Amphibien verwendeten Ausdrücke: Cuticula chordae und Cuticula sceleti, sowie die von Klaatsch im Anschlusse an Gegenbaur wieder vorgeschlagene Unterscheidung einer primären und secundären Chordascheide sind wegen ihrer rein entwicklungsgeschichtlichen und zum Theil sehr zweifelhaften Homologie bei verschiedenen Wirbelthiergruppen für eine rein histologische Beschreibung nicht verwendbar.

Dagegen liegt kein Grund vor, jene rein histologisch definirte Terminologie zu verwenden, welche Kölliker im Jahre 1860 zuerst aufgestellt hat. Kölliker (22) bezeichnet in der angeführten Arbeit als Elastica interna der Fische eine aus einem dichten Netzwerk von Fasern gebildete Haut, welche »chemisch und zum Theil mikroskopisch mit elastischen Fasern ganz übereinstimmen und in den ausgeprägtesten Formen elastischen Netzhäuten des Menschen gleichen«. Diese Haut umgibt unmittelbar die Chorda. Nach aussen von der Elastica interna folgt die bindegewebige Scheide, tunica fibrosa, ursprünglich aus faseriger Bindesubstanz bestehend. Zu äusserst folgt die Elastica externa, eine homogene Haut, gewöhnlich mit verschieden grossen Öffnungen und so einer »gefensterten Haut einer Arterie täuschend ähnlich«.

Die Unterscheidung dieser drei, durch ihre Structur scharf unterschiedenen Häute, welchen nach aussen die äussere Chordascheide oder skeletbildende Schicht von Johannes Müller aufliegt, hätte niemals zu Verwirrungen führen können, wenn man sich stets an die histologischen Eigenthümlichkeiten gehalten hätte. Leider hat Kölliker selbst diese auf histologischer Grundlage beruhende Terminologie noch in einem anderen Sinnc verwendet, indem er die ihm wahrscheinlich erscheinenden entwicklungsgeschichtlichen Homologien der Chordascheiden der verschiedenen Wirbelthiere mit denselben Namen belegte, und z. B. schon in dieser ersten Arbeit die structurlose Chordascheide der Amnioten der Elastica

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

interna der Selachier verglich, später sogar die ganze Chordascheide der Teleostier, Ganoiden und Cyclostomen der Elastica interna der Selachier homologisirte.

Aus diesem Doppelsinne der Terminologie entwickelte sich eine grosse Verwirrung, welche mit Rücksicht auf die Chordascheiden der Selachier dahin führte, dass die histologisch als Elastica externa zu bezeichnende elastische Grenzhaut von Gegenbaur bei den zellenlosen Chordascheiden als Limitans interna, von Kölliker (24) als Limitans externa, dagegen die Elastica externa der Selachier von Gegenbaur als Limitans externa, von Kölliker als Elastica externa bezeichnet wurden. Diese Verwirrung ist heute wohl nicht mehr von Bedeutung, da kaum mehr zu bezweifeln ist, dass die histologisch als Elastica externa bei den Fischen mit zellenlosen und zellenhaltigen Chordascheiden zu bezeichnenden Häute auch entwicklungsgeschichtlich homolog sind, indem sie in dem einen und dem anderen Falle die zuerst von der Chorda gebildeten Cuticularmembranen sind. Aber selbst wenn dies nicht der Fall wäre, liegt kein begründetes Bedenken vor, die ursprüngliche Terminologie von Kölliker in rein histologischem Sinne heute wieder zu verwenden und von aussen nach innen auch an der Chordascheide der Teleostier eine Elastica externa, eine Faserscheide und eine Elastica interna zu unterscheiden.

Die Chordascheide des Knochenfischwirbels erscheint im Bereiche des Zwischenwirbelbandes stark verdickt (Fig. 1, *Fs*) und wurde in diesem Bereiche von Kölliker (23) als inneres Zwischenwirbelband, Ligamentum intervertebrale internum, bezeichnet. Kölliker glaubte nämlich, dass dieser Theil der Chordascheide im Bereich der Wirbelfacetten in Knochen übergehe, welchen er als chordalen Doppelkegel bezeichnete. Mit Ausnahme von Cartier haben alle späteren Autoren, welche sich mit der Entwicklung der Wirbel der Knochenfische beschäftigt haben, eine Betheiligung der Chordascheide bei der Verknöcherung in Abrede gestellt. Ich muss mich diesen Autoren anschliessen, da — wenigstens beim Hechte — die Elastica externa durch die Verbindungsöffnung des Doppelkegels zu verfolgen ist und ausserdem beim Hechte, Schill,

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Karpfen und der Äsche das innere Periost bis nahe an die Trichterspitze vorhanden ist. Bei den letztgenannten Fischen könnte es vielleicht fraglich sein, ob in der Trichterspitze selbst die Chordascheide verknöchert ist, wie dies von Kölliker vom Aale angegeben wird; jedenfalls ist aber im grössten Theile des Wirbeltrichters bei allen genannten Fischen zwischen Knochen und Chordascheide das innere Periost eingeschoben. Der Name »inneres Zwischenwirbelband« würde daher besser für das innere Periostband passen, als für den verdickten Theil der Chordascheide; immerhin muss der Name in seiner ursprünglichen Bedeutung bleiben, um neue Verwirrung zu vermeiden.

Die Elastica externa der Hechtchorda ist im Bereiche des Zwischenwirbelbandes ungefähr 1 μ dick und stellt eine undeutlich circulär gestreifte, von zahlreichen runden, unregelmässig vertheilten, bis 10 μ grossen Löchern durchsetzte Membran dar (Fig. 3). Dieselbe rollt sich, isolirt, wie eine elastische Haut, mit welcher sie auch in ihrem Verhalten gegen Essigsäure, Kalilauge und beim Kochen, sowie beim Färben mit Orceïn nach Unna-Taenzer mit salpetersaurem Rosanilin, Hämatoxylin etc. übereinstimmt. Die Elastica externa hat demnach eine grosse Ähnlichkeit mit der Elastica externa der Cyclostomen und Acipenseriden. Löst man aus einem frischen Wirbel die Chorda nach Durchtrennung des äusseren Zwischenwirbelbandes aus, so bleibt die Chordascheide mit der Chordagallerte, deren Epithel im Bereiche des inneren Zwischenwirbelbandes fest an der Chordascheide haftet, in Verbindung. Die Elastica externa bleibt aber nur im Bereiche eines ziemlich schmalen, etwa 0·15—0·2 *mm* breiten Streifens an der Faserscheide der Chorda haften, während der übrige Theil fast gänzlich mit dem inneren Perioste in Verbindung bleibt. Der Rissrand des auf der Faserscheide haftenden Theiles ist ein unregelmässig zackiger. Die Verbindung der Elastica mit dem inneren Perioste ist also eine sehr innige. Im Bereiche der Wirbelfacetten wird die Elastica externa sehr dünn und stellenweise unterbrochen, lässt sich aber an Längsschnitten entkalkter Wirbel, welche mit Orcein gefärbt sind, bis in die Kegelspitze, wo sie im Bereiche des Knorpelkreuzes direct den Knorpel bedeckt, verfolgen (Fig. 1, *E*). Im Bereiche des Loches,

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

in welchem die beiden Wirbelhohlkegel zusammentreffen, erscheint die Elastica externa als eine zusammenhängende homogene Haut mit Löchern.

Die Elastica externa der anderen untersuchten Fische weicht in ihrem Baue nicht unbedeutend von jener des Hechtes ab.

Beim Karpfen stellt dieselbe ebenfalls eine gefensterte Haut dar (Fig. 10). Die Lücken sind aber sehr zahlreich und von sehr wechselnder Form und Grösse, und die Membran selbst besteht aus Fasern verschiedener Dicke, welche zwischen den Lücken verlaufen. Die Fasern zeigen im Bereiche des Intervertebralbandes einen vorwiegend circulären Verlauf zwischen kleinen Lücken, biegen aber gegen die Wirbelfacetten hin in eine longitudinale Richtung zwischen grossen Lücken ab und lösen sich dann in einzelne Bündel auf, welche mit dem inneren Perioste in festem Zusammenhange sind. Die Elastica externa ist nur im Bereiche des Zwischenwirbelbandes eine zusammenhängende gefensterte Membran; im Bereiche der Wirbelfacetten sieht man nur mehr vereinzelte elastische Fasern, welche einen longitudinalen Verlauf zeigen und im Bereiche der Verbindungsöffnung des Doppeltrichters ganz fehlen. Bei der Äsche und der Forelle zeigen sich wieder andere Verhältnisse. Hier stellt die Elastica externa im Bereiche des Intervertebralbandes eine von relativ wenig zahlreichen Lücken durchsetzte Haut dar, an deren Innenfläche kurze, querlaufende, an deren Aussenseite stärkere, longitudinal verlaufende, elastische Fasern sich befinden (Fig. 5). Beim Schill zeigt die Elastica externa keine Löcher; sie stellt eine Haut dar, in welcher man sich überkreuzende Streifungen wahrnimmt. Gegen den Wirbeltrichter löst sie sich ähnlich wie beim Karpfen und bei der Äsche (Fig. 5) theilweise in längslaufende, elastische Fasern auf, die dem inneren Periost fest anhaften, aber keine durchaus geschlossene Haut mehr darstellen (Fig. 9). Beim Rothbart ist die Elastica externa ebenfalls ohne Löcher und nur in der Intervertebralregion und im angrenzenden Theile der Wirbelkegel nachweisbar. An der Innenseite derselben finden sich im Bereiche der Intervertebralregion kleine, höchstens 5—10 μ Durchmesser erreichende Körner elastischer Substanz, von rundlichem oder kurz stäbchenförmigen Umrisse.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die Faserscheide stellt im Bereiche des inneren Zwischenwirbelbandes einen ziemlich dicken Ringwulst dar, der sich aber gegen die Wirbelfacetten rasch verdünnt und gegen die Kegelspitze sehr fein wird. An den Rumpfwirbeln eines 50 *cm* langen Hechtes hatte die Faserscheide im Bereiche des Intervertebralbandes eine Dicke von circa 0·4 *mm*. Aber schon in einer Distanz von etwa 1 *mm* in der Richtung des Wirbelkegels verdünnte sich die Faserscheide rasch an einem gezackten Rande auf 20 μ. Isolirt man die Faserscheide, was verhältnissmässig leicht ist, so gelingt es doch nicht, dieselbe glatt auszubreiten, da der dicke Theil wie ein federnder Ring wirkt, der auch aufgeschnitten und ausgebreitet sich wieder zusammenkrümmt. Dies ist besonders auffallend, wenn man Wirbelsäulenstücke benützt, die in Formalin gehärtet wurden. Solche Präparate sind aber, wie frühere Erfahrungen an Acipenser lehrten, zum Studium der Faserung besonders geeignet. Die ungünstige Form des Objectes liess im Allgemeinen nur feststellen, dass im Bereiche des dicksten Theiles der Faserscheide Faserbündel vom Aussehen von Bindegewebsbündeln sich finden, welche in der Hauptsache in circulärer Richtung verlaufen, dabei aber sich vielfach überkreuzen, etwa in Winkeln von 20—30° Ob die sich überkreuzenden Faserlagen im Wulste drei Schichten mit welligem Verlaufe bilden, wie in der Faserscheide der Cyclostomen, konnte nicht festgestellt werden. Gegen den sich verdünnenden Theil werden die Kreuzungswinkel der Faserbündel allmälig grösser und endlich biegen dieselben im dünnen Theile in eine rein longitudinale Richtung ab. Isolirt man die Faserbündel, so erkennt man in ihnen feine Bindegewebsfibrillen. Die Bündel verhalten sich gegen Essigsäure, Kalilauge beim Kochen, ferner in Bezug auf Doppelbrechung bei Einwirkung von Phenolen, wie leimgebendes Gewebe. Bei Tinctionsversuchen fällt die starke Färbbarkeit der Faserscheide mit Hämalaun, Hämatoxylin, Mucicarmin und anderen schleimfärbenden Tinctionsmitteln auf, woraus wohl auf einen grossen Schleimgehalt dieses Bindegewebes geschlossen werden darf.

Ebenso wenig als in der Faserscheide der Cyclostomen und Ganoiden ist in jener der Knochenfische irgend eine Zelle oder ein Zellkern nachzuweisen. Zwischen den Bündeln des

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Bindegewebes finden sich nur von Flüssigkeit erfüllte Spalten. Die von manchen Autoren an Schnitten beobachteten radiären Streifen erklären sich, wie bei den Cyclostomen, theils als Stauchungslinien, theils — an Längsschnitten — als Spalten zwischen den Bündeln.

Beim Hechte finden sich innerhalb der Faserscheide zarte, elastische Fasernetze mit ziemlich weiten Maschen, welche das Eigenthümliche zeigen, dass die elastischen Fäserchen nicht selten in Knotenpunkten zu mehreren zusammentreffen und dadurch sternartige Figuren bilden, welche übrigens ziemlich weit auseinander liegen. Solche elastische Fasernetze, deren Hauptzug quer gerichtet ist, finden sich insbesonders in den innersten Schichten der Faserscheide gegen die Elastica interna. Bei der Äsche kommen in der Faserscheide keine elastischen Fasernetze, sondern nur kurze, spindelförmige, elastische Fasern vor, theils unter der Elastica externa, theils an der Innenfläche gegen die Elastica interna (Fig. 7). Letztere sah ich auch bei der Forelle. Diese Formelemente sind desshalb bemerkenswerth, weil sie den kurzen elastischen Fasern auffallend ähnlich sind, welche Schneider zuerst in der Faserscheide von *Petromyzon marinus* auffand und welche ich dort ebenfalls gesehen habe.

Sehr abweichend von dem Verhalten des dicken Theiles der Faserscheide ist jenes des dünnen Theiles im Bereiche des eigentlichen Knochenkegels. Dort findet man nur mehr parallel und longitudinal laufende, ziemlich starre Fäserchen, welche zu membranartigen Bildungen sich zusammenschliessen und gegen Reagentien etwas widerstandsfähiger sind als leimgebende Fasern, ohne jedoch die Eigenschaften echter elastischer Substanz zu zeigen. In Orceïn färben sich diese faserigen Blätter weniger stark als elastische Membranen, aber stärker als leimgebende Substanz. Diese Faserzüge stehen in Continuität mit der Faserscheide; doch sieht man an Isolationspräparaten der ganzen Faserscheide dieses eigenthümliche Gewebe stets mit einem zackigen Rande gegen das typische Bindegewebe abgegrenzt. Dies gilt für alle untersuchten Knochenfische. Diese eigenthümlich metamorphosirte Faserscheide lässt sich beim Hechte bis in das die Doppelkegel verbindende Loch verfolgen, wobei dieselbe zusehends dünner wird und schliess-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

lich im Bereiche des Loches selbst wieder, ähnlich wie die Elastica externa, ein sehr primitives Verhalten zeigt. Sie erscheint hier circulär faserig und eine besondere Elastica interna ist nicht mehr zu unterscheiden.

Die Elastica interna stellt im Bereiche des Intervertebralbandes beim Hechte ein zierliches Netz elastischer Fasern dar (Fig. 4). In der Längsrichtung findet man stärkere Faserbalken, welche langgezogene Maschen bilden; quer durch diese Maschen laufen zartere Fäserchen, welche die durch das Längsnetz gebildeten Maschen in kleinere Abtheilungen zerlegen. Dieses Aussehen zeigt die Elastica interna jedoch nur im Bereiche des Intervertebraltheiles, wo ein gut ausgebildetes Chordaepithel der Elastica interna anliegt; gegen den Wirbelkegel, wo das Chordaepithel verschwindet, geht das elastische Netz in eine lückenlose Membran über, welche eine zarte Längsfaserung zeigt und dadurch den faserigen Blättern ähnlich wird, welche die Fortsetzung der Faserscheide im Wirbelkegel darstellen (Fig. 2). In der Verbindungsöffnung des Doppelkegels kann man die Elastica interna nur als inneren Grenzcontour der Faserscheide, aber nicht mehr als selbständige, isolirbare Haut unterscheiden.

Ähnliche Verhältnisse finden sich beim Schill; doch habe ich bei diesem Thiere nichts von den zarten Querfäserchen im Bereiche des Intervertebraltheiles bemerkt. Bei der Äsche und der Forelle stellt die Elastica interna im Intervertebraltheile ein Netz ziemlich gleichmässiger Fasern mit kurz rhombischen Maschen dar, welches auf einer homogenen Grundhaut aufliegt (Fig. 6). Beim Karpfen ist die Elastica interna eine von äusserst feinen Poren durchsetzte Haut, die sehr fest mit dem Chordaepithele zusammenhängt und wie eine Cuticula der Chordaepithelzellen erscheint (Fig. 11). Beim Rothbarte habe ich keine Elastica interna finden können. Bei diesem Thiere ist ausserdem bemerkenswerth, dass in der Verbindungsröhre des Doppelkegels, wie bereits erwähnt wurde, nur ein dünnes Häutchen mit Zellkernen sich findet.

IV. Das Chordagewebe der Knochenfische.

Was nun die Chorda selbst betrifft, so zeigt dieselbe ein im Vergleiche zu den Cyclostomen und Acipenseriden so com-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

plicirtes Verhalten, dass eine genauere Darstellung der Einzelheiten grosse Schwierigkeiten macht. Seit den Untersuchungen Joh. Müller's ist bekannt, dass die Chorda des Hechtes im Bereich der Intervertebralregion quer durchgehende Scheidewände bildet, von deren Mitte kegelförmige Fortsätze in die Wirbeltrichter hineinragen. Der grösste Theil der Chorda ist von einem Hohlraume verdrängt, der mit Flüssigkeit erfüllt ist. Kölliker (23) hat bei der Forelle ähnliche Verhältnisse gefunden, lässt jedoch nicht, wie Joh. Müller beim Hechte, die kegelförmigen Fortsätze des Septums frei in dem Chordahohlraume enden, sondern in einen centralen Strang sich fortsetzen, der mitten durch den Hohlraum der Chorda geht und die aufeinanderfolgenden Zwischenwirbelsepten der Chorda, durch die Löcher der Doppeltrichter der Wirbel hindurch, mit einander in Verbindung setzt. Ähnlich bildet auch Grassi das Verhalten beim Hechtwirbel ab. Nach Goette würde der Hohlraum des Hechtwirbels lateral gar nicht von Chordagewebe begrenzt sein, sondern direct an die Chordascheide anstossen; dies ist jedoch sicher unrichtig, und es lässt sich zweifellos nachweisen, dass — wie Kölliker und später Grassi dies darstellten — der Chordahohlraum allseitig von Chordagewebe begrenzt ist. Freilich ist das Chordagewebe an der lateralen Wand des Hohlraumes sehr weitgehend verändert, und zwar in einer Weise, welche eine Verwechslung desselben mit der Chordascheide einigermassen begreiflich macht.

Ob dagegen die andere Angabe Kölliker's, dass der vom Septum ausgehende Chordastrang durch das Loch des Doppelkegels frei hindurchgehend bis zum nächstfolgenden Septum zieht, richtig ist, muss ich mindestens dahingestellt sein lassen. Es ist mir beim Hechte nicht gelungen, den Chordastrang an Längsschnitten durch das Loch des Doppelkegels zu verfolgen.

An dicken frontalen Längsschnitten entkalkter Wirbelsäulenstücke vom Rumpfe sah ich bisweilen den Chordastrang des Hechtwirbels gegen die Spitze des Knochenkegels breiter werden und einseitig in der Umgebung des Loches festsitzen. An Sagittalschnitten konnte ich den Chordastrang frei im Hohlraume bis über die Mitte des Trichters verfolgen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

An Frontalschnitten von Schwanzwirbeln konnte ich den Chordastrang frei im Hohlraume enden sehen, wie dies Joh. Müller angibt. Dies führt zu der Vermuthung, dass das Verhalten des Chordastranges beim Hechte nur eine Modification jenes Zustandes ist, der beim Schill, Karpfen und Bitterling mit Sicherheit festgestellt werden kann. Bei diesen Thieren findet sich im Bereiche der Intervertebralregion ebenfalls durch die ganze Dicke der Chorda ein zusammenhängendes Gewebe; gegen den Wirbelkegel findet man aber in der Mitte der Chorda einen röhrenförmigen Hohlraum (Fig. 19, *Chr*), der im Bereiche des Kegels ringsum von Chordagewebe umgeben ist und sich durch das Loch des Doppelkegels hindurch bis zur nächstfolgenden Intervertebralregion fortsetzt. Es scheint mir nun auch beim Hechte die Chorda im Bereiche des Loches, durch welches die Doppelkegel communiciren, nur einen ganz dünnen Wandbelag zu bilden, das Lumen des Loches selbst aber frei zu lassen, ohne dass der Chordastrang sich durch dasselbe fortsetzte.

Der wesentliche Unterschied zwischen der Chorda des Hechtwirbels im Vergleiche zu jener des Schills, des Karpfens etc. würde dann darin bestehen, dass beim Hechte das Chordarohr zu einem grossen Hohlraume umgebildet ist, welcher bei den anderen genannten Fischen nicht zur Ausbildung kommt, ferner dass beim Hechte ein centraler Theil des ursprünglich bei allen Fischen lückenlosen Chordagewebes zu einem soliden Strange umgewandelt wird, der aber nur im Bereiche des Septums eine constante Befestigung findet, während sein gegen die Spitze des Hohlkegels gerichtetes Ende den Zusammenhang mit dem übrigen Chordagewebe vollständig verlieren kann.

An der Chorda des Hechtwirbels kann man folgende Haupttheile unterscheiden. Erstens das intervertebrale Septum, welches die craniale und caudale Grenzfläche der Chordahöhle bildet (Fig. 1, *S*), zweitens den Chordastrang *(Chst)*, welcher mit einer breiten Basis von der Mitte des Septums ausgehend, sich rasch verschmälert und in der Axe des Wirbelkegels durch die Chordahöhle verläuft. Drittens die laterale Wand der Chordahöhle, welche im Intervertebraltheile vom Septum abgeht und, der Chordascheide dicht anliegend, den Wirbelkegel auskleidet. Den complicirtesten Bau besitzt das Septum.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Im Bereiche des inneren Zwischenwirbelbandes zeigt sich typisches Chordagewebe. Unter der Elastica interna liegt zunächst eine Schicht kleiner polyedrischer Zellen mit feinkörnigem Protoplasma, das Chordaepithel, weiter nach einwärts folgen blasige Chordazellen, deren Membranen negativ einaxig doppelbrechend erscheinen, mit senkrecht zur Oberfläche orientirter optischen Axe, wie die Chordazellenmembranen von *Acipenser*. Die blasigen Chordazellen lassen sich isoliren (Fig. 17, *b*), wodurch der Beweis geliefert ist, dass die an Schnitten anscheinend einfachen Scheidewände zwischen den blasigen Chordazellen aus Doppellamellen bestehen. Das blasige Chordagewebe ist im Ganzen ein Ring, dessen Durchschnitt ein gleichschenkeliges Dreieck darstellt mit nach einwärts gegen das Septum gewendetem stumpfem Winkel und zwei gegen die lateralen Wände der Chordahöhlen gewendeten spitzen Winkeln (Fig. 1). Die Basis des Dreieckes wird von dem auf der Elastica interna aufsitzenden Chordaepithele gebildet. Gegen das Septum und die Wand der Chordahöhle geht nun dieses blasige Chordagewebe eine sehr merkwürdige Veränderung ein. Die Zellen verlängern sich, die Zellwände werden dicker und nehmen eine deutlich faserige Structur an. Zugleich zeigen die faserigen Zellwände an ihrer Oberfläche deutliche Stacheln, wie die Zellen der Stachelzellenschicht einer Epidermis, durch welche die benachbarten Zellen mit einander zusammenhängen (Fig. 14, 15 und 16). In diesen dickwandigen Zellen sieht man nicht selten einen Hohlraum, der meistens von mehreren kugelförmigen oder ellipsoidischen Blasen erfüllt ist, welche von den Membranen der blasigen Chordazellen ähnlichen Hüllen umgeben sind. Im Inneren dieser Blasen, welche von sehr ungleicher Grösse sind, lassen sich häufig deutliche Zellkerne mit einem Rest von Zellplasma erkennen (Fig. 14 und 15). Diese Gewebeform ist ganz eigenthümlich und erinnert einerseits an epidermidale Bildungen, anderseits an Systeme von mit Kapseln versehenen Knorpelzellen, welche in gemeinsame Mutterkapseln eingeschlossen sind. Gegen die Oberfläche der Chordahöhle geht diese eigenthümliche Gewebeformation in lange faserförmige Zellen über, welche in ihrem Inneren einen stabförmigen Kern in einem sehr engen kurzen Hohlraum besitzen; im

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Übrigen aus einer dicht fibrillären Masse bestehen, welche sich sehr leicht in feinste Fibrillen zerfasern lässt, während die Zellen als Ganzes sich nur durch Maceration darstellen lassen. Diese langen Faserzellen finden sich ferner als ausschliessliches Element im centralen Chordastrange (Fig. 17, *c*). Sie sind sehr stark positiv doppelbrechend. Im Centrum des Septums findet sich aber noch eine ganz andere Form von Zellen, welche Übergänge zu den eben genannten Zellformen zeigt. Es sind dies Zellen von polyedrischer Gestalt, welche — abgesehen von einer kleinen Höhle, welche den Kern einschliesst — aus einer faserigen Masse bestehen, welche nach allen Seiten durch Stachelfortsätze mit den Nachbarzellen in Verbindung steht. Diese Zellen sehen den Stachelzellen einer verhornenden Epidermis sehr ähnlich, und würde wohl jedermann, der diese Elemente zum erstenmale sieht, dieselben für epitheliale Zellen halten (Fig. 16 und 17, *a*). Sie mögen wegen dieser Ähnlichkeit als epidermoide Zellen bezeichnet werden. Was nun die fibrilläre Substanz anbelangt, welche in den beschriebenen Zellformen an Masse so hervorstechend ist, so ist dieselbe jedenfalls nicht leimgebender, aber auch nicht elastischer Natur.

In Essigsäure quellen die Fasern nicht merklich; durch kurzes Kochen in Kalilauge quellen dieselben auf und werden bei längerem Kochen gelöst. Gegen Phenole verhalten sich die Fasern bezüglich der Doppelbrechung wie Horngewebe, erleiden also keine Umkehrung der Doppelbrechung (vergl. 3). Das Überwiegen von relativ fester, fibrillärer Substanz in den Zellen des Chordaseptums macht es verständlich, dass dasselbe eine knorpelähnliche Consistenz besitzt, obwohl die Structur des Septums mit Knorpel wenig Ähnlichkeit hat.

Das Gewebe der lateralen Wand der Chordahöhle zeigt am Übergangstheile in das Septum ebenfalls faserige Stachelzellen, zum Theil mit blasigen Einschlüssen, weiter herab jedoch, im Bereiche des Knochenkegels, finden sich ähnliche, lange Faserzellen ohne Stacheln, wie im Chordastrange, wodurch die laterale Wand der Chordahöhle ein längsfaseriges Ansehen bekommt und bei flüchtiger Untersuchung der Eindruck entstehen kann, als fehle hier das Chordagewebe ganz und als handle es sich um dieselbe Fasermasse, welche die Elastica

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

interna und die Faserscheide zusammensetzt. An Schnitten tritt der Unterschied dieser Chordafaserzellen von der Chordascheide am Schönsten an Orceïnpräparaten hervor, an welchen die Faserzellen völlig farblos erscheinen, während die Elastica interna tief braun und etwas blasser auch die Faserscheide gefärbt erscheint. An Hämatoxylinpräparaten treten in den Chordafaserzellen die stäbchenförmigen Kerne deutlich hervor, während die Faserscheide keine Spur von Kernen erkennen lässt (Fig. 18). Die Chordafaserzellen liegen der Elastica interna dicht an und zeigen einen longitudinalen Verlauf; gegen die Kegelspitze hin biegen sie aber etwas nach der radialen Richtung, nach aussen ab und setzen sich nach und nach an der Elastica interna fest. Gegen die Kegelspitze sind die Ansätze der Fasern mit der Elastica interna so fest verbunden, dass nach Loslösung der Fasern die Insertionsstellen ein System von wabenartig angeordneten Räumen darstellen, welche dem verbreiterten, im Innern weichen Ende der Faserzellen entsprechen (Fig. 2, *b*). Sucht man sich Isolationspräparate der Elastica interna herzustellen, so findet man daher dieselbe im Bereiche der Kegelspitze mit rundliche oder polygonale Räume umgrenzenden Leisten bedeckt. Der Boden dieser Räume zeigt ein körniges Aussehen, doch sieht man durch die körnige Masse die Längsfasern der Elastica interna durchschimmern. Diese wabige Zeichnung findet sich auch noch im Bereiche der Verbindungsöffnung des Doppelkegels. Über die Art, wie die Faserzellen des Chordastranges im Bereiche des Einganges des Trichterloches sich verhalten, kann ich keine näheren Angaben machen und nur die Vermuthung aussprechen, dass sie dort, falls sie nicht frei enden, in ähnlicher Weise sich festheften werden, wie die Faserzellen der lateralen Wand der Chordahöhle. An dicken Frontalschnitten, an welchen ich eine Befestigung des Chordastranges in der Nähe des Trichterloches sehen konnte, war dieselbe, wie erwähnt, asymmetrisch neben dem Loche; es frägt sich aber, ob diese Asymmetrie nicht durch theilweise Zerreissung der Insertion bedingt war. Zerreissungen des Gewebes treten in Folge der Proceduren des Fixirens und Entkalkens etc. im Bereiche der Chorda der Fischwirbel beim Schneiden sehr leicht auf, und es ist daher die

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Unterscheidung natürlicher und künstlicher Hohlräume und Lücken des Gewebes mit einigen Schwierigkeiten verbunden. Bezüglich des Verhaltens der Chordahöhle, des Septums und des Chordastranges stimmen die Äsche und die Forelle im Wesentlichen mit dem Hechte überein. Bei einer 11 *cm* langen Bartgrundel *(Cobitis barbatula)* fand sich ebenfalls eine weite Chordahöhle und ein vom Septum ausgehender kurzer Chordastrang.

Viel einfacher als beim Hechte ist das Chordagewebe beim Schill, Bitterling und Karpfen gebaut. Wie bereits erwähnt wurde, fehlt bei diesen Thieren der Chordastrang und die denselben beim Hechte umgebende weite Chordahöhle. Dagegen findet sich in der Axe der Wirbelkegel ein fast cylindrisches Rohr, welches nahezu die Weite des den Doppelhohlkegel verbindenden Loches besitzt und in der Intervertebralregion durch eine quere Scheidewand unterbrochen ist (Fig. 19). Diese Scheidewand enthält ähnliche Stachelzellen wie sie im Septum des Hechtwirbels vorkommen. Die Wand des Chordarohres besteht aus langen, sich leicht in Fibrillen spaltenden Faserzellen, welche einerseits mit verbreiterten Enden rings um die Spitze des Wirbelhohlkegels auf der Chordascheide aufsitzen, anderseits in dem derbzelligen Gewebe des Septums sich verlieren (Fig. 19, *Chf*). Nach aussen stehen die Faserzellen, welche das Lumen des Rohres unmittelbar begrenzen, in festem Zusammenhang mit ziemlich dickwandigen, longitudinal gestreckten Zellen, die weiterhin in typische blasige Chordazellen übergehen, die im Bereiche des ganzen Hohlkegels bis an die Chordascheide reichen. Ein gut ausgebildetes Chordaepithel findet sich nur im Bereiche des Ligamentum intervertebrale internum; in der eigentlichen Wirbelregion reichen die blasigen Chordazellen bis an die Chordascheide. Beim Karpfen sind die Membranen der vacuolisirten Chordazellen deutlich fibrillär differenzirt; beim Schill ist dies weniger auffallend. Beim Schill sind in den verbreiterten Enden der Faserzellen in der Umgebung der Kegelspitze dicht gedrängte, kugelige, glänzende Körner.

Eigenthümliche Verhältnisse finden sich beim Rothbarte *(Mullus barbatus)*. In der Intervertebralregion liegen unter dem Chordaepithel zunächst blasige Chordazellen mit faserig differenzirten Membranen, welche nach einwärts in ein wohlaus-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

gebildetes Septum mit exquisiten soliden Stachelzellen übergehen. Im Bereiche des Knochenkegels findet sich eine weite, von Faserzellen begrenzte Chordahöhle, ähnlich wie beim Hechte; es fehlt aber der centrale, vom Septum ausgehende Chordastrang. Die Chordafaserzellen setzen sich, wie beim Hechte, successive an die Chordascheide an. Ihre Insertionen reichen aber nur bis zum Rande des primären Knochens; von dort an findet sich im Bereiche der Verbindungsröhre des Doppelkegels auf dem secundären Knochen nur mehr das bereits früher erwähnte endothelartige Häutchen, das mit den letzten Faserzellen der Chorda in Continuität steht und daher als ein eigenartig modificirtes Chordagewebe zu betrachten ist, das zugleich Chorda und Chordascheide, die Chordahöhle umschliesst und aussen direct dem Knochen anliegt.

In einem sehr ursprünglichen Zustande ist die Chorda bei dem Büschelkiemer *Syngnathus acus*. An einem 26 *cm* langen Exemplare waren die langen Wirbel, deren Kegel an der Spitze einen Winkel von etwa 25—30° bilden, vom Chordagewebe im Inneren ganz erfüllt, ohne Spur eines Hohlraumes. Die Chorda besteht wie bei den Cyclostomen aus vacuolisirten Zellen, welche gegen die Mitte sich stark verlängern und dadurch einen von dem übrigen Chordagewebe nicht scharf gesonderten Chordastrang bilden. Ein Chordaepithel findet sich, wie bei den anderen Knochenfischen nur in der Intervertebralregion, im Bereiche der Verdickung der Chordascheide.

V. Bemerkungen über die Homologie der Chordascheiden der Fische und Amphibien.

Die Untersuchung der ausgebildeten Knochenfischwirbel ergibt, dass die Chorda mit ihren Scheiden innerhalb des knöchernen Doppelkegels, allerdings mit vielerlei secundären Veränderungen, erhalten bleibt, und dass die Elastica externa bei der Verknöcherung keinen Antheil hat. Dort, wo die Elastica externa zum Theile unterbrochen innerhalb des Knochenkegels nur mehr in einzelnen Resten zu finden ist, liegt dem Knochen das innere Periost auf, und wo dasselbe im Bereiche der Verbindungsöffnung des Doppelkegels fehlt, ist beim Hechte die Elastica externa als eine zusammenhängende Haut dem

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Knochen, beziehungsweise Knorpel überall aufgelagert. Es wird also in diesem Hauptpunkte durch die histologische Untersuchung des ausgebildeten Hechtenwirbels bestätigt, was durch die Verfolgung der Entwicklung der Teleostierwirbelsäule namentlich nach den Untersuchungen von Grassi, welche sich auf ein sehr reiches Material, allerdings nur von Physostomen, beziehen, bereits angenommen werden musste. Was aber die Entwicklung der Chordascheiden betrifft, so liegen aus der neueren Zeit die Untersuchungen von Scheel vor, welche bezüglich der Elastica externa zu keinem sicheren Resultate führten. Scheel spricht nur vermuthungsweise aus, dass sie von der skeletbildenden Schicht gebildet werde, während die Faserscheide von ihm, in Übereinstimmung mit der überwiegenden Mehrzahl der Autoren, mit Ausnahme von Lvoff, als cuticulare Bildung des Chordaepitheles betrachtet wird. Durch die Untersuchungen Hasse's über die Entwicklung der Wirbelsäule, in welche zwar gerade die Teleostier nicht mit einbezogen sind, wohl aber alle übrigen Haupttypen der Ichthyopsiden (Urodelen, Batrachier, Elasmobranchier, Dipnöer, Ganoiden und Cyclostomen) wurde die Entwicklung der Chordascheiden in ein neues Licht gerückt. Durch Hasse's (20) Untersuchungen wurde bei *Ammocoetes* festgestellt, dass zuerst die Elastica externa von der Chorda, und zwar zu einer Zeit gebildet wird, wo die Chordazellen noch nicht in ein Epithel und die eigentliche Chordagallerte sich gesondert haben und dass dann erst unter der Elastica externa eine zweite cuticulare Bildung von der Chorda geliefert wird, welche die Faserscheide darstellt. Ich war in der Lage diese Angaben für *Ammocoetes* durch eigene Untersuchungen (5) zu bestätigen und, abgesehen von Detailangaben über den Bau, die Entwicklung und leimgebende Natur (4) der Faserscheide, noch beizufügen, dass bei *Ammocoetes* später die Elastica zu einer Doppellamelle wird, während sie bei *Myxine* einfach bleibt.

Für die Ganoiden und implicite die Knochenfische kommt Hasse ebenfalls zu dem Schlusse, dass die Elastica externa ein Product der Chorda ist, und dasselbe hält er bei den Dipnöern für wahrscheinlich. Um so merkwürdiger erscheint nun das Resultat, dass der Elastica externa der Elasmobranchier,

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Urodelen und Kröten eine ganz andere Bedeutung zukomme, indem sie von dem skeletbildenden Gewebe stamme und daher als Cuticula sceleti zu bezeichnen sei, im Gegensatze zu der Elastica externa der Cyclostomen und Ganoiden, welche eine Cuticula chordae wäre. Ausserdem sollten sich noch die Frösche dadurch von den Kröten unterscheiden, dass den ersteren eine Cuticula sceleti (Elastica externa) fehlen sollte. Bei der ausserordentlichen Schwierigkeit, welche die Verfolgung der ersten Bildung und Herkunft feiner Membranen bietet, war es wohl gestattet, daran zu denken, dass trotz der für die Auffassung Hasse's sprechenden thatsächlichen Befunde, ein Übersehen oder eine Verwechslung möglich war; um so mehr als die Entwicklung der Chordascheiden der Elasmobranchier ein Problem ist, an dem sich viele ausgezeichnete Forscher vergeblich versucht hatten.

Schneider stellte zuerst fest, dass bei Embryonen von *Spinax acanthias* von 13—20 *mm* Länge die Chorda eine stark lichtbrechende Membran besitzt, welche bei 30 *mm* langen Thieren zweischichtig erscheint. Bei 33—40 *mm* langen Thieren treten zwischen den beiden Membranen Zellen auf, welche Schneider als von aussen eingewandert betrachtete. Balfour schloss sich in seinem Handbuche der vergleichende Embryologie dieser Darstellung an; ebenso Retzius. Hasse beschreibt denselben Vorgang bei Embryonen von *Mustelus*, C. Rabl bei *Pristiurus*, Klaatsch bei *Mustelus*; aber keiner dieser Beobachter stellte fest, dass die Elastica externa von der Chorda und nicht von der sceletogenen Schicht gebildet wird. Hasse hat, und das scheint für die ganze Frage nicht unwesentlich, seine Beobachtungen an den Embryonen von *Mustelus* früher angestellt, als seine Untersuchungen über die Entwicklung der Chordascheiden des *Ammocoetes* und es konnte, da die Bildung von zwei verschiedenen Membranen durch die Chorda von vornherein nicht wahrscheinlich war, eine Verwechslung der zuerst und der in zweiter Linie auftretenden Membran stattfinden. Erst Claus hat bei *Acanthias*-Embryonen nachgewiesen, dass die Elastica externa der Elasmobranchier ebenso, wie dies Hasse für *Ammocoetes* feststellte, von der Chorda gebildet wird. Dieser Befund wurde dann von Klaatsch (21, III) für

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Pristiurus und *Torpedo*, von Gadow und Miss Abbott für *Scyllium* und *Acanthias* bestätigt. Nach eigenen Beobachtungen an 3—22 *mm* langen Embryonen von *Pristiurus melanostoma* muss ich mich ebenfalls dieser Anschauung anschliessen und hervorheben, dass die Faserscheide bei Embryonen von 22 *mm* Länge bereits deutlich als solche characterisirt ist.

In der mehr untergeordneten Streitfrage, ob die von der Skeletogenschicht einwandernden Zellen in die Faserschicht eindringen (Klaatsch, Gadow-Abbott), oder zwischen diese und die Elastica, wie Hasse annimmt, muss ich mich dem letzteren Autor anschliessen. Man darf es nun wohl als sicherstehend ansehen, dass die Elastica externa der Elasmobranchier in ihrer ersten Anlage ebenso wenig eine Cuticula sceleti ist, wie die Elastica externa der übrigen Fische.

Wie steht es aber mit den höchst eigenthümlichen Angaben Hasse's über die Chordascheiden der Amphibien? Was zunächst die Urodelen betrifft, so muss ich nach eingehendem Studium einer ganzen Reihe von Schnittserien von Salamander- und Tritonlarven, welche Herr Dr. Hans Rabl angefertigt hat, und welche dieselben Stadien umfassen, die von Hasse in Untersuchung gezogen wurden, mich dahin aussprechen, dass ich die von demselben gegebenen Deutungen nicht für richtig halte. Die Urodelen besitzen, gerade so wie die Fische, eine Faserscheide und eine dieser dicht aufruhende Elastica externa. Der Knorpel tritt ebenso, wie der Bogenknorpel der Fische, auf der Elastica externa auf; bei den Urodelen aber nicht allein, wie bei den Teleostiern, im Bereiche der Bogen, sondern auch in der Intervertebralregion, von welcher aus der Knorpel unter die ursprünglich ähnlich, wie bei den Teleostiern sich anlegenden Knochenkegel hineinwuchert. Diese sich anfangs vollständig zellenlos, wie bei den Teleostiern anlegenden Knochenkegel hat nun Hasse als Cuticula sceleti bezeichnet und dieselben mit der Elastica externa der Elasmobranchier verglichen. Es geht dies aus den Abbildungen Hasse's und aus seiner Angabe hervor, dass die Cuticula sceleti der Ausgangspunkt für die Bildung der knöchernen Wirbel sei, indem sie verkalke. Hasse hat an seinen Präparaten offenbar übersehen, dass die in dem fraglichen Stadium der Chorda dicht an-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

liegende Scheide noch immer aus zwei Lamellen besteht, von welchen die äussere, stark lichtbrechende, die wahre Elastica externa, die innere fein circulär faserige aber die Faserscheide darstellt. Es besteht demnach durchaus keine Ähnlichkeit zwischen der Entwicklung der Selachierwirbelsäule und jener der Urodelen. Die Stellen, an welchen die angebliche Intercuticularschicht einwandert, sind die Intervertebralknorpel, in deren Bereich selbstverständlich der primäre Knochen — fälschlich sogenannte Cuticula sceleti — fehlt. Damit halte ich die Auffassung der Wirbelentwicklung der Urodelen, wie sie von Kölliker und Gegenbaur vertreten wurde, im Wesentlichen für richtig.

Was nun das angebliche Fehlen einer Cuticula sceleti (Elastica externa) bei den Fröschen und das Vorhandensein derselben bei *Pelobates* anbetrifft, so lässt sich an älteren Froschlarven — ich benützte Larven von *Rana esculenta* — leicht durch Präparation am frischen oder macerirten Objecte feststellen, dass im Schwanze die Chordascheide aus einer Elastica externa und einer Faserscheide besteht. Die Elastica externa erscheint als eine homogene, leichter quer als der Länge nach reissende, isolirt sich einrollende, elastische Membran mit spärlichen, runden, 3—5 μ grossen Löchern. Die Faserscheide besteht aus rein circulär verlaufenden, zellenlosen Bindegewebsbündeln und zeigt also ein Verhalten, wie es bei *Ammocoetes* von circa 10 *mm* Länge gefunden wird. Noetzel hat an Schnitten vom Schwanze der Froschlarven die beiden Chordascheiden gesehen.

An Schnitten durch die Rumpfregion von Larven des braunen Frosches *(Rana temporaria)* ohne Extremitäten, welche in Flemming'scher Lösung fixirt waren, konnte ich ebenfalls, besonders in der Intervertebralregion die glänzende Elastica externa und darunter die circulär faserige Faserscheide deutlich erkennen. Es kommt also bei den Froschlarven eine Chordascheide vor, welche gerade so, wie bei den Cyclostomen, Ganoiden und den Embryonen der Teleostier, Elasmobranchier und Urodelen aus einer typischen Elastica externa und einer Faserscheide besteht, und welche ebenso von der Chorda ausgebildet wird, wie bei allen genannten Thieren. Damit halte ich

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

auch die von Hasse aus dem Verhalten der Chordascheiden der Amphibien gezogenen Folgerungen für nicht haltbar. Es zeigt sich vielmehr in dem Verhalten der Chordascheiden aller Ichthyopsiden eine wesentliche Übereinstimmung. Bei allen wird zuerst von der Chorda die Elastica externa gebildet und darauf, nach Bildung des Chordaepitheles, die Faserscheide. Bei den Elasmobranchiern und Dipnoern kommt nun die Einwanderung von Zellen aus der skeletogenen Schicht durch die Elastica externa hindurch, zwischen diese und die Faserscheide, und weiterhin eine Betheiligung dieses eingewanderten Gewebebestandtheiles an der Wirbelbildung hinzu. Bei allen anderen Ichthyopsiden bleiben aber die beiden Chordascheiden zellenfrei und betheiligen sich nicht an der Wirbelbildung, welche ausschliesslich auf der Aussenfläche der Elastica externa erfolgt.

Die histologisch als Elastica interna zu bezeichnende elastische Haut ist eine späte und inconstante Bildung der Chorda. Sie fehlt den Amphibien, ist nicht deutlich bei den Cyclostomen und Acipenseriden, zeigt aber eine mannigfaltige Entwicklung bei den Elasmobranchiern und Teleostiern.

Aber auch die Elastica externa erfährt bei verschiedenen Fischen im Verlaufe der späteren Entwicklung verschiedene Umbildungen. Während sie bei den Elasmobranchiern zum Theile (bei den Haien) erhalten bleibt, anderseits auf grössere oder geringere Strecken, oft sehr früh, wie bei den Rochen, resorbirt wird, zeigt sie bei den Teleostiern im Bereiche des Periostes der Knochenkegel zwar noch eine theilweise Zerstörung, im Bereiche der Intervertebralregion jedoch eine fortschreitende Entwicklung. Dieselbe beansprucht ein besonderes Interesse in histogenetischer Beziehung.

VI. Wachsthum der Elastica externa. Differenzirung der Chordazellen: Verknorpelung und epidermoide Umwandlung.

Ursprünglich als eine homogene, lückenlose Membran von der Chorda differenzirt, kommt die Elastica externa bald aus der directen Berührung mit den Chordazellen, indem unter ihr die Faserscheide vom Chordaepithel gebildet wird. Die Entwicklung der Elastica ist aber damit keineswegs abgeschlossen. Sie wächst mit der Zunahme der Chorda an Umfang und Länge

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

nach allen Richtungen bedeutend in die Fläche, nur wenig jedoch in die Dicke.

Sobald nun die Elastica ausser Contact mit den Bildungszellen gekommen ist, von welchen sie ihren Ursprung nahm, kommt sie an ihrer Aussenfläche in Berührung mit den mesodermalen Zellen der skeletbildenden Schicht, welche während der ersten Anlage der Faserscheide die Chorda rings umwuchern. Es wäre denkbar, dass die Elastica nun auf Kosten der skeletbildenden Zellen weiter wächst, obwohl es immerhin eine etwas gewagte Annahme wäre, dass eine einheitliche Membran nach einander ihr zum Wachsthume nothwendiges Bildungsmaterial aus zwei verschiedenen Zellenlagern bezieht. Für *Ammocoetes* (5) habe ich nachgewiesen, dass die ursprünglich einfache Elastica externa später aus zwei Blättern besteht, von welchen das innere, der Faserscheide anliegende querfaserig, das äussere, der skeletbildenden Schicht anliegende längsfaserig ist. Beide Blätter werden aber gemeinsam von den secundär auftretenden, rundlichen Lücken durchbohrt und sind fest unter einander verbunden. In diesem Falle ist die Entwicklung des äusseren Blattes der Elastica auf Kosten der skeletbildenden Zellen in hohem Grade wahrscheinlich, und man darf daher wohl die beiden Blätter als einerseits von der Chorda — Cuticula chordae im Sinne Hasse's, anderseits von der Skeletschicht — Cuticula sceleti — gebildet ansehen. Etwas Ähnliches konnte ich an der Elastica externa der untersuchten Knochenfische nicht auffinden; nirgends lassen sich zwei deutliche Blätter der Elastica externa unterscheiden. Wohl aber liessen sich auf der Aussenfläche derselben bei der Äsche längslaufende, elastische Fasern in grosser Zahl im Bereiche der Intervertebralregion auffinden, welche eine gewisse Analogie zu dem äusseren Blatte der Elastica bei *Ammocoetes* darbieten.

Es ist daher naheliegend, anzunehmen, dass auch bei den Knochenfischen die Elastica externa einen Zuwachs auf Kosten der skeletbildenden Schicht erfährt, womit die früher ziemlich allgemein angenommene Ansicht, dass die Elastica externa aus der skeletbildenden Schicht entstehe, wenigstens theilweise richtig wäre. Damit, könnte man denken, wäre die weitere Umbildung der Elastica auf den directen Einfluss zelliger Elemente

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

zurückgeführt. Allein die Verhältnisse bei älteren Knochenfischen erheischen noch andere Annahmen.

Im Bereiche des Knochenkegels ist allerdings mit der Ablagerung des inneren Periostes, bei welcher eine theilweise Resorption der Elastica auftritt, das Wachsthum der Elastica definitiv abgeschlossen. Anders aber im Bereiche der Intervertebralregion. Hier wächst die Elastica mit dem Längen- und Dickenwachsthum der Wirbelsäule fort, und eine ringförmige Zone, welche bei regelmässig biconischen Wirbeln beiderseits gleich weit vom Knochenrande der aufeinanderfolgenden Wirbel entfernt ist, muss als Matrix, als Vegetationslinie aller beim Wirbelwachsthum in Betracht kommenden Gewebe betrachtet werden. Nun liegt aber schon bei jungen Thieren, wie ich aus den Abbildungen Grassi's entnehme, z. B. schon beim 17 *cm* langen Hechte, zwischen der Elastica externa und dem zellenreichen äusseren Perioste das ziemlich dicke, vollständig zellenlose, innere Periostband. Es ist daher die Elastica externa schon frühzeitig in der Region, in welcher sie am stärksten wachsen muss, ausser jedem directen Contact mit den zelligen Elementen der skeletbildenden Schicht, und es muss daher — da ja nach innen die dicke zellenlose Faserscheide der Chorda sich befindet — nothwendig angenommen werden, dass die Elastica externa ein selbständiges Wachsthum ohne directen Contact mit Protoplasmakörpern von Zellen besitzt und weiterhin — mit Rücksicht auf die mannigfachen morphologischen Verschiedenheiten des Baues der Elastica bei verschiedenen Thieren und in verschiedenen Regionen desselben Thieres —, dass dieses Wachsthum nicht in einer einfachen Flächenausdehnung besteht, sondern auch noch zu secundären Differenzirungen führen kann. Ich rechne hieher die Ausbildung grosser Lücken und longitudinaler Faserbündel in der Elastica des Karpfen, die Bildung von Längs- und Querfasern in der Elastica der Äsche u. s. w. Dabei mag allerdings die geometrische Ähnlichkeit der einzelnen Zonen der Intervertebralregion im Allgemeinen gewahrt sein; aber trotz dieser Annahme muss eine Zunahme der Zahl der Elemente vorausgesetzt werden, da man auch bei älteren Thieren dicke und dünne Fasern, grosse und kleine Lücken in buntester Anordnung neben einander findet.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Zu denselben Schlüssen, nämlich zu der Annahme eines von Zellen nicht direct abhängigen Wachsthums, beziehungsweise einer Vermehrung der Elemente, muss man auch bezüglich der Faserscheide der Chorda kommen. Ich gehe hierauf nicht näher ein, da im Wesentlichen dasselbe gesagt werden müsste, was bereits in einer früheren Abhandlung (5) bezüglich des Wachsthums der Faserscheide der Petromyzonten ausgeführt wurde. Die Nothwendigkeit der Annahme eines selbstständigen Wachsthums der Faserscheide ohne directen Contact mit dem Chordaepithele leuchtet vor Allem bei jenen Knochenfischen ein, welche eine gut ausgebildete Elastica interna besitzen.

Ein weiterer in histogenetischer Beziehung grosses Interesse bietender Gegenstand sind die mannigfachen Differenzirungen der Chordazellen der Knochenfische. Man muss fast bis auf Joh. Müller und Schwann zurückgehen, um wenigstens über die faserige Differenzirung des Chordastranges einige Angaben zu finden. Joh. Müller erwähnt, dass das im Centrum der Chorda verlaufende zarte Bändchen wahrscheinlich dem Sehnengewebe angehöre; es bestehe aus parallelen Fasern. Schwann gedenkt ebenfalls der Längsfasern an verdickten Zellen bei *Cyprinus* und scheint sogar schon die Stachelzellen gesehen zu haben, da er angibt, man sehe zuweilen zwischen den Längsfasern auch sehr feine Querfasern. Leydig bemerkt, dass die faserige Zwischensubstanz im Chordastrange von *Polypterus* ganz wie Bindegewebe aussehe. Kölliker (22) spricht die Vermuthung aus, dass die Fasern der Chorda verlängerte Zellen seien. Die neuere Literatur behandelt fast nur den Bau der blasigen Chordazellen und beschäftigt sich mit der Frage, ob in dem Stadium, wo die Chordazellen vacuolisirt werden, ein Chordaepithel vorhanden ist, oder ob dasselbe, wie Goette behauptet, fehlt. Die Unrichtigkeit dieser letzteren Behauptung ist an Fischembryonen leicht zu erweisen; schwieriger bei den Larven der Batrachier in sehr frühen Stadien.

Zu vielen Missverständnissen hat die Frage Anlass gegeben, ob die Chorda ein epitheliales oder ein bindegewebiges Organ sei. Lvoff hat aus der Annahme, dass die Chorda ein Epithelgebilde sei, die schärfsten Consequenzen gezogen. Für

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

ihn ist der Umstand, dass die Chordafaserscheide aus Bindegewebe besteht, ein Beweis, dass sie nicht von der Chorda gebildet sein könne. Seit Kölliker's und Gegenbaur's Untersuchungen wird ziemlich allgemein angenommen, dass die Chorda bei gewissen Thieren stellenweise verknorpeln kann. Diese Annahme wird von den Anhängern der Lehre von der epithelialen Natur der Chorda ebenfalls aus principiellen Gründen verworfen. Es soll die Verknorpelung der Chorda durch von aussen eingewandertes Knorpelgewebe bedingt sein. Menzbier hat seinen Schüler Zykoff angeregt, die Verknorpelung der Chorda in den Wirbeln von *Siredon* zu verfolgen, wobei in der That Bilder zur Beobachtung kamen, welche einen Zusammenhang des intrachordalen Knorpels durch Lücken der Chordascheide hindurch mit dem perichordalen Knorpel zeigen. Trotzdem halte ich wie Field das Vorkommen von Umwandlung der Chordazellen in Knorpel für zweifellos. Abgesehen davon, dass in neuerer Zeit von Barfurth und seinem Schüler Victor Schmidt (32), in Berichtigung der älteren Angaben Heinrich Müller's über die Entwicklung des Chordastabes im Schwanzende der Urodelen, nachgewiesen wurde, dass derselbe durch directe Verknorpelung der Chorda entstehe, habe ich mich an einem anderen Objecte, nämlich an der Schädelchorda der Salamander- und Tritonlarven von der Umwandlung des Chordaepithels in Hyalinknorpel überzeugt. Hier kann man den räumlichen Übergang von typischen Chordaepithelzellen in Zellen des Hyalinknorpels bei völlig intacter Chordascheide mit Sicherheit verfolgen. Freilich tritt auch hier später eine theilweise Zerstörung der Chordascheide und dadurch ein Zusammenfliessen des Parachordalknorpels mit dem Chordaknorpel ein; allein primär ist die Knorpelbildung in der Chorda ganz selbständig.

Es ist aber bemerkenswerth, dass nur die indifferenten Epithelzellen der Chorda sich in Knorpelzellen umwandeln, während die bereits vacuolisirten und mit Membranen versehenen Chordazellen eine passive Rolle spielen und von den sich entwickelnden Knorpelzellen zu einem dünnen Strang zusammengepresst werden. Ich halte es also für sicher, dass Chordazellen, solange sie noch einfache Protoplasma-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

körper darstellen, in Knorpelzellen sich umwandeln können. Da aber vacuolisirte Chordazellen sich nicht zu Knorpelzellen umbilden, hat die Bezeichnung des typischen, blasigen Chordagewebes als Parenchymknorpel wohl keine Berechtigung; um so weniger, als durch Retzius und Stenberg in dem typischen Chordagewebe der Cyclostomen weder Chondrin noch Mucin nachgewiesen werden konnte.

Trotzdem muss man aber die Chorda im Allgemeinen zu den bindegewebigen Organen rechnen, da sie einerseits bindegewebige Scheiden, anderseits typischen Hyalinknorpel bildet.

Um so interessanter ist es nun, dass in der Chorda der Knochenfische aus den Chordazellen sich Elemente entwickeln, welche ihrem Baue nach so sehr gewissen Zellen geschichteter Pflasterepithelien gleichen, dass sie mit solchen verwechselt werden könnten und daher wohl als epidermoide Zellen bezeichnet werden dürfen. In der That sind die Stachelzellen aus dem Chordaseptum des Hechtes den Zellen der Stachelzellenschicht der Epidermis auffallend ähnlich; nur erscheint die Faserstructur in den ersteren schärfer ausgeprägt, als in den letzteren. Die langen, fibrillär differenzirten Faserzellen des Chordastranges und der lateralen Chordawand im Trichter des Hechtwirbels erinnern an die Fasersubstanz des Haares. Von Sehnenfasern, an welche Joh. Müller dachte, kann keine Rede sein, da die Fibrillen Zellen angehören, die als solche isolirbar sind und die mikrochemischen und physikalischen Reactionen der leimgebenden Fibrillen keineswegs zeigen. Die Bedeutung dieser Fibrillen muss vorläufig, so lange keine chemischen Untersuchungen derselben vorliegen, dahingestellt bleiben; doch lässt sich auf Grund der histologischen Befunde jedenfalls mit Bestimmtheit sagen, dass es sich weder um leimgebende noch um elastische Fasern handelt. Eher könnte man die Fasern jenen der Horngewebe vergleichen.

Elemente höchst eigenthümlicher Art sind die faserig differenzirten und mit Stacheln versehenen Zellen der Hechtchorda, welche in ihrem Innern mit besonderen Membranen versehene Blasen einschliessen. Wie diese Elemente entstehen, ist unbekannt; es wäre möglich, dass die Wände einer Reihe von vacuolisirten Chordazellen sich verdicken und dann faserig

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

differenziren und endlich secundär neuerdings homogene Membranen um die einzelnen Zellen bilden; wahrscheinlicher aber ist es, dass einzelne Zellen sich zu faserigen Stachelzellen umwandeln und dann secundär der Protoplasmakörper im Innern sich ein- oder mehrmal theilt, worauf um die Theilstücke, nach Vacuolisirung derselben, sich neuerdings Membranen bilden, wie sie bei typischen Chordazellen auftreten. Da jedoch häufig, wie z. B. in dem in Fig. 14 abgebildeten Falle, die in der Stachelzelle eingeschlossenen Blasen von sehr ungleicher Grösse und keineswegs in allen Blasen Kerne nachzuweisen sind, so wäre es auch denkbar, dass vacuolisirte Protoplasmakörper, ohne vorausgehende Zelltheilung, um die in Mehrzahl vorhanden Vacuolen Membranen bilden.

Zieht man alle die eigenthümlichen Zellformen der ausgebildeten Chorda in den Wirbeln der Knochenfische in Betracht, so kommt man nothwendig zu dem Schlusse, dass dieselbe keineswegs ein, wie Goette meinte, in Rückbildung und Schrumpfung begriffenes Gewebe darstellt, sondern im Gegentheile einen Reichthum von progressiven Bildungen zeigt, welcher die Chorda der Knochenfische im Intervertebraltheile zu einem hoch differenzirten Gebilde macht. Hält man sich ferner vor Augen, dass die Chorda bindegewebige Scheiden bildet und bei manchen Thieren stellenweise in Knorpel sich umwandelt, anderseits die für die Chorda charakteristischen vacuolisirten, mit Membranen versehenen Zellen entstehen lässt, aber auch noch eine ganze Reihe anderer Zelltypen, welche an die in geschichteten Pflasterepithelien und Horngeweben vorkommenden Bildungen erinnern, wird man die Frage, ob die Chorda ein Bindesubstanz- oder ein Epithelgewebe ist weder bejahen noch verneinen können. Die Chorda der Knochenfische stellt ein Gewebe eigener Art dar, welches in gewissem Sinne Charaktere von Bindesubstanzen und Epithelien vereinigt und dadurch in anschaulicher Weise das Vergebliche des Bemühens darlegt, einen fundamentalen Gegensatz zwischen Epithel- und Bindegewebe festzustellen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Verzeichniss der citirten Schriften.

(1) Cartier O. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule. Zeitschrift für wissensch. Zoologie, Bd. 25. Supplement, 1875.

(2) Claus C. Über die Herkunft der die Chordascheide der Haie begrenzenden äusseren Elastica. Anzeiger der kais. Akademie der Wissensch. in Wien. Math. naturw. Cl. 21. Jahrg., 1894, S. 118.

(3) Ebner V. v. Über eine optische Reaction der Bindesubstanzen auf Phenole. Diese Sitzungsber., Bd. 103, S. 162 (1894).

(4) — Über den feineren Bau der Chorda dorsalis der Cyclostomen. Ebenda, Bd. 104 (1895), S. 7.

(5) — Über den feineren Bau der Chorda dorsalis von *Myxine*, nebst weiteren Bemerkungen über die Chorda von *Ammocoetes*. Ebenda, S. 124.

(6) — Über den feineren Bau der Chorda dorsalis von *Acipenser*. Ebenda, S. 149.

(7) Field Herb. Haviland. Bemerkungen über die Entwicklung der Wirbelsäule bei den Amphibien etc. Morphol. Jahrb., Bd. 22, 1895, S. 340.

(8) Gadow H. and Miss. Abbott E. C. On the evolution of the vertebral column of fishes. Philos. Transact. of the Royal Soc. of London. Vol. 186, 1895, p. 163.

(9) Gegenbaur C. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien. Leipzig, 1862.

(10) — Über die Entwicklung der Wirbelsäule des *Lepidosteus* etc. Jenaische Zeitschr. für Medizin und Naturwissensch., Bd. III (1867).

(11) — Über das Skeletgewebe der Cyclostomen. Ibid., Bd. V (1870).

(12) Goette A. Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig, 1875.

(13) — Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Skeletsystemes der Wirbelthiere. II. Die Wirbelsäule und ihre Anhänge. Arch. für mikrosc. Anatomie, Bd. 15 (1878), S. 316 (Cyclostomen) und S. 442 (Ganoiden, Plagiostomen), Bd. XVI (1879), S. 117, Teleostier.

(14) Grassi B. Lo sviluppo della colonna vertebrale ne' pesci ossei. Atti della R. Accademia dei Lincei. Anno 280 (1882—1883), Ser. III. Memorie della Cl. di scienze fisiche etc. Vol. XV. Roma, 1883.

(15) Hasse C. 1. Die Entwicklung der Wirbelsäule von *Triton taeniatus*. Zeitschr. für wissensch. Zoologie, Bd. 53, Supplement (1892).

(16) — 2. Die Entwicklung der Wirbelsäule der ungeschwänzten Amphibien. Ibid., Bd. 55 (1892).

(17) — 3. Die Entwicklung der Wirbelsäule der Elasmobranchier. Ibid., Bd. 55 (1892).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

(18) Hasse 4. Die Entwicklung der Wirbelsäule der Dipnoi. Ibid., Bd. 55 (1893).

(19) — 5. Die Entwicklung und der Bau der Wirbelsäule der Ganoiden. Ibid., Bd. 57 (1893).

(20) — 6. Die Entwicklung der Wirbelsäule der Cyclostomen. Ibid., Bd. 57 (1893).

(21) Klaatsch H. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule.
I. Über den Urzustand der Fischwirbelsäule. Morpholog. Jahrb., Bd. 19 (1892).
II. Über die Bildung knorpeliger Wirbelkörper bei Fischen. Ibid., Bd. 20 (1893).
III. Zur Phylogenese der Chordascheiden etc. Ibid., Bd. 22 (1895).

(22) Koelliker A. Über die Beziehungen der Chorda dorsalis zur Bildung der Wirbel der Selachier und einiger anderer Fische. Verhandl. der phys. med. Gesellsch. in Würzburg, Bd. X (1860), S. 193.

(23) — Weitere Beobachtungen über die Wirbel der Selachier etc. Abhandl. der Senckenberg'schen naturforsch. Gesellsch., Bd. V. Frankfurt (1864—1865.)

(24) — Kritische Bemerkungen zur Geschichte der Untersuchungen über die Scheiden der Chorda dorsalis. Verhandl. der phys. med. Gesellschaft in Würzburg. Neue Folge, Bd. III (1872).

(25) Leydig F. Lehrbuch der Histologie. Frankfurt, 1857.

(26) Lvoff B. Vergleichend anatomische Studien über die Chorda und die Chordascheide. Bull. de la Société Imp. des Naturalistes de Moscou. 1887, Nr. 2.

(27) Müller Joh. Vergleichende Anatomie der Myxinoiden, I. Theil. Abhandl. der kön. Akademie der Wissenschaften zu Berlin aus dem Jahre 1834. Berlin, 1836.

(28) Noetzel W. Die Rückbildung im Schwanz der Froschlarven. Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. 45 (1895), S. 475.

(29) Rabl C. Theorie des Mesoderms II. Morphologisches Jahrbuch, Bd. 19 (1892—1893).

(30) Retzius G. Einige Beiträge zur Histologie und Histochemie der Chorda. Arch. für Anatomie und Physiologie, Jahrg. 1881. Anat. Abth.

(31) Scheel C. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Teleostierwirbelsäule. Morphol. Jahrb., 20. Bd. (1893).

(32) Schmidt Victor. Das Schwanzende der Chorda dorsalis bei den Wirbelthieren. Anatomische Hefte, I. Abth., Heft 6, 7 (II. Bd., Heft 3, 4) 1893.

(33) Schneider A. Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Berlin, 1879.

(34) Schwann Th. Mikroskopische Untersuchungen etc. Berlin, 1839.

(35) Zykoff W. Über das Verhältniss des Knorpels zur Chorda bei *Siredon pisciformis*. Bull. de la Société Imp. des Naturalistes de Moscou Année 1893. Nouv. Sér. Tome VIII, Moscou 1894.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen.

A. Aorta.
Ap. Äusseres Periost.
B. Blutgefässe im Knochen.
Chb. Chordazellen von typischer Blasenform.
Chf. Chordafaserzellen.
Chr. Hohlraum der Chorda.
Chst. Chordastrang.
Chsz. Epidermoide Chordastachelzellen.
E. Elastica externa.
Fg. Fetthaltiges Bindegewebe.
Fs. Faserscheide der Chorda.
G. Gefässkanäle des Knochens.
I. Elastica interna.
Ip. Inneres Periost.
Ip.[1] Ende des inneren Periostes.
Ipb. Inneres Periostband.
K. Knochen.
K.[1] Unverkalkter Knochen.
Kn. Knorpel.
O. Verbindungsöffnung des Doppelkegels.
Os. Osteoblasten.
S. Septum.
Sh. Sharpey'sche Fasern.

Tafel I.

Fig. 1. Medianer Sagittalschnitt aus einer Serie durch einen Rumpfwirbel eines 50 *cm* langen Hechtes. Entkalkung in salzsäurehaltiger Kochsalzlösung. Alkohol. Celloidin. Haematoxylin, Eosin. Die schwarzen Punkte im äusseren Perioste und im Fettgewebe stellen die in Haematoxylin gefärbten Zellkerne dar. Vergr. 40.

Tafel II.

Fig. 2. Elastica interna des Hechtes in der Region vom Ende des Intervertebralwulstes der Chorda bis etwas unterhalb der cranio-caudalen Mitte des Knochenkegels *b* reichend. Bei *b* Reste der Insertionen der Chordafaserzellen auf der Elastica aufsitzend. Isolationspräparat. Vergr. 100.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Fig. 3. Elastica externa des Hechtes aus der Intervertebralregion. Isolationspräparat. Vergr. 420.

Fig. 4. Elastica interna des Hechtes aus derselben Region. Vergr. 420.

Fig. Elastica externa einer 25 *cm* langen Äsche. Der obere Rand des Präparates entspricht der Intervertebralregion, der untere dem Anfangstheile des inneren Periostes des Knochenkegels. Auf der äusseren Fläche der Haut derbe, längslaufende, elastische Fasern; auf der inneren einzelne querlaufende. Isolationspräparat vom gekochten Objecte. Vergr. 320.

Fig. 6. Elastica interna derselben Äsche. Ebenso

Fig. 7. Elastische Fasern in der Faserscheide der Chorda von der Äsche. Ebenso

Fig. 8. Ein Stück des Knochenrandes vom Knochenkegel eines Hechtes. Schnitt wie Fig. 1. Die Abbildung entspricht ungefähr der Region zwischen den Bezeichnungen *Ap* und *Ipb* der Fig. 1. Die schwarzen Flecken im äusseren Perioste entsprechen den in Haematoxylin gefärbten Zellkernen; die Punktirung im Knochen stellt den Querschnitt der Faserung dar. Vergr. 100.

Tafel III.

Fig. 9. Verbindung der Elastica externa mit dem inneren Perioste vom 40 *cm* langen Schill. Isolationspräparat. Vergr. 100. Auf dem inneren Perioste als Fortsetzung der Elastica einzelne elastische Faserbündel.

Fig. 10. Elastica externa vom 36 *cm* langen Karpfen. Die Region mit den kleinen Lücken und den querlaufenden Fasern entspricht der Mitte der Intervertebralregion. Isolationspräparat. Vergr. 420.

Fig. 11. Elastica interna von demselben Karpfen. Intervertebralregion. Ebenso

Fig. 12. Ein Stück abgeschabter compacter Knochensubstanz vom Wirbelkegel eines in salzsäurehaltiger Kochsalzlösung entkalkten Hechtwirbels. *a)* Circuläre Faserbündel des Knochens. *b)* Sharpey'sche Fasern.

Fig. 13. Querschnitt durch einen Theil des Knochenkegels vom Hechte nahe der Spitze. *Kl* Kittlinien. Die Zacken an der Innenseite der Faserscheide entsprechen der Insertion von Chordafaserzellen. Die Faserscheide ist etwas schräg durchschnitten und erscheint daher breiter als ihrer Dicke entspricht. Präparat salzsäurehaltigem Alkohol entkalkt. Vergr. 420.

Tafel IV.

Fig. 14. Epidermoide Stachelzelle der Chorda des Hechtes mit blasigen Zellen und kernlosen Blasen im Innern. Formalinpräparat. Vergr. 420.

Fig. 15. Epidermoide Stachelzellen aus der Chorda des Hechtes, von welchen die eine (rechts) zwei blasige Zellen im Inneren zeigt, während die andere (links) durch und durch mit Ausnahme einer kleinen Höhle, die den Kern einschliesst, faserig erscheint. Formalinpräparat. Vergr. 420.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Fig. 16. Epidermoide Chordastachelzellen vom Hecht durch wochenlange Maceration in sehr verdünnter wässeriger Azaleinlösung isolirt Vergr. 100.

Fig. 17. Chordazellen vom Hecht durch kurzes Kochen mit 10 procentiger Kalilauge isolirt. *a)* Stachelzellen. *b)* Blasige Chordazellen. *c)* Faserzelle. Vergr. 120.

Fig. 18. Stück eines medianen Sagittalschnittes durch den mittleren Theil eines Knochenkegels von einem 50 *cm* langen Hechte etwas über der Region liegend, welche in Fig. 1 mit *Ip'* bezeichnet ist. Haematoxylinfärbung. vergr. 420.

Fig. 19. Frontalschnitt aus einer Serie durch die vordere Rumpfwirbelregion von einem 5 *cm* langen Bitterlinge (*Rhodeus*). Sublimat Picrinsäure. Haematoxylin-Eosinfärbung. Vergr. 40.

Inhalt.

	Seite
I. Einleitung	123
II. Der knöcherne Doppelkegel und das Periost	124
III. Die Chordascheiden der Knochenfische	131
IV. Das Chordagewebe der Knochenfische	138
V. Bemerkungen über die Homologie der Chordascheiden der Fische und Amphibien	145
VI. Wachsthum der Elastica externa. Differenzirung der Chordazellen: Verknorpelung und epidermoide Umwandlung	150
Verzeichniss der citirten Schriften und Erklärung der Abbildungen	157

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

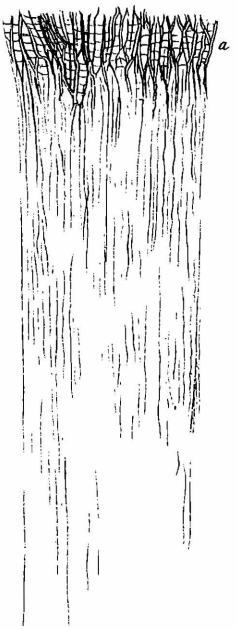
© Österreichische Akademie der Wissenschaften; download unter www.biologiezentrum.at

1.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

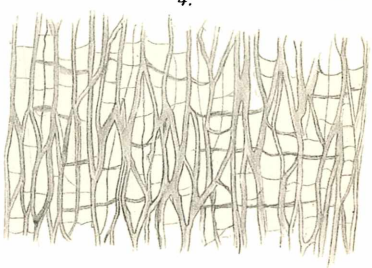
© Österreichische Akademie der Wissenschaften; download unter www.biologiezentrum.at

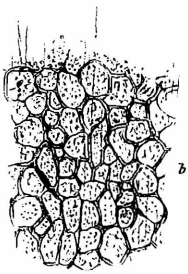
2.



3.

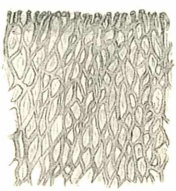
4.



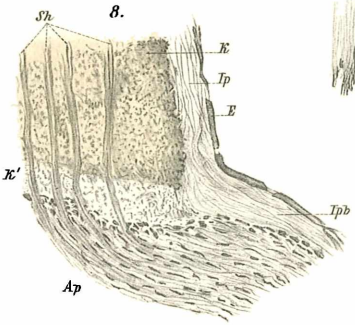


5.

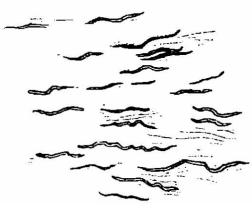
6.



8.



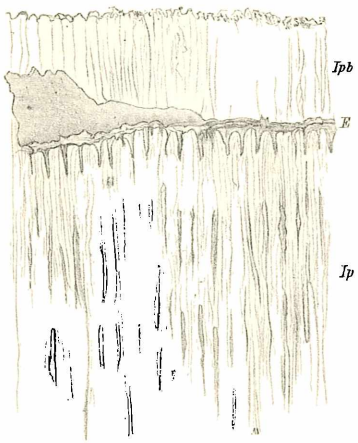
7.



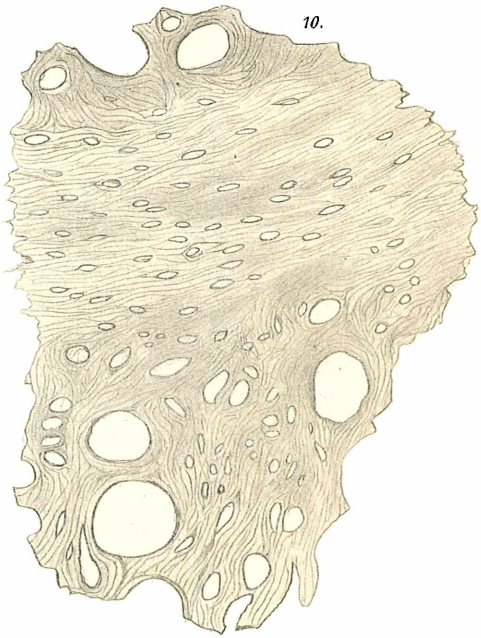
©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

; download unter www.biologiezentrum.at

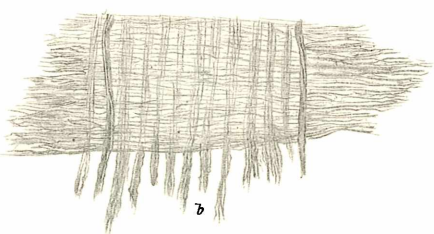
9.



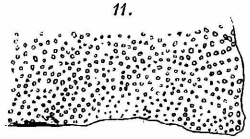
10.



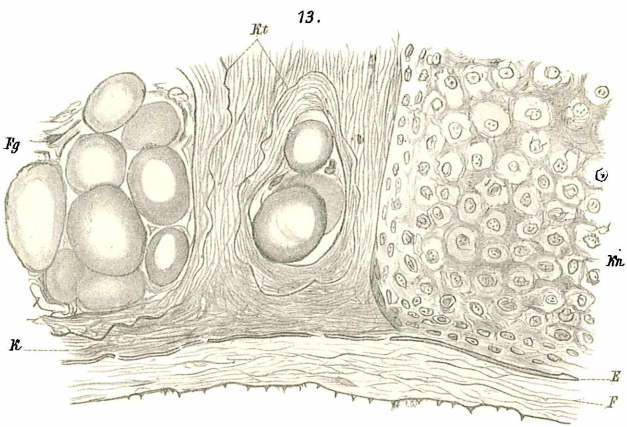
12.



11.



13.



Autor del

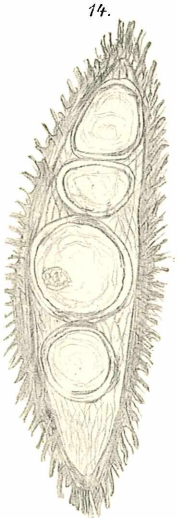
Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

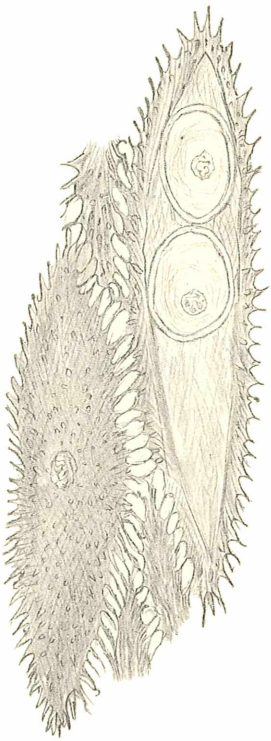
Sitzungsberichte d. kais. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Classe, Bd. CV. Abth. III. 1896.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

download unter www.biologiezentrum.at

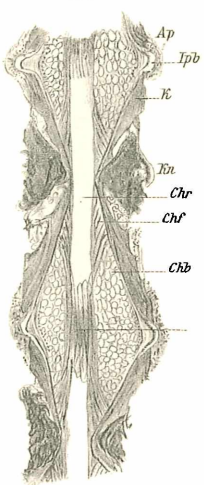
14.



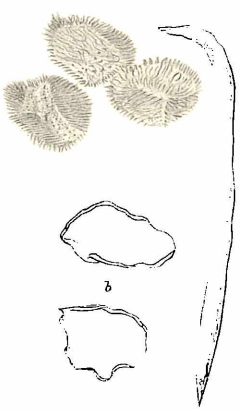
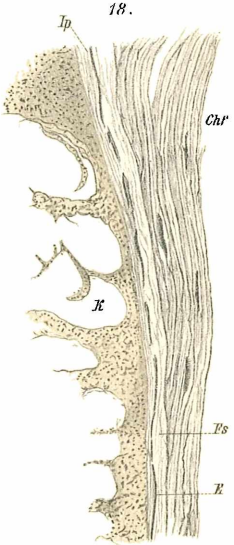


16.

19.



17.



18.